

171ACS Xətti ilə Tetra- və Heksaploid Buğda Növ və Amfidiploidləri Arasındakı Hibrid Populyasiyalarda Meyozun və Yeni Tipli Şaxəlilik Əlamətinin İrsiliyinin Genetik Xarakterinin Tədqiqi

A.C. Əliyeva, N.X. Əminov

AMEA Genetik Ehtiyatlar İnstitutu, Azadlıq prospekti 155, Bakı AZ 1106, Azərbaycan, E-mail: arzu2007@mail.ru; anaib@rambler.ru

Aegilotriticale və ya üçcinsli natamam amfidiploid [(*Triticum durum* Desf. × *Aegilops tauschii* Coss) × *Secale cereale* L. ssp. *segetale* Zhuk.] (genom formulu AABBDR, $2n=6x=42$) ilə yumşaq buğdanın (*T. aestivum* L.) ‘Chinese Spring’ sortu (AABBDD, $2n=6x=42$) arasındakı hibridləşmənin məhsulu olan və indiyədək yalnız bərk (*Triticum durum* Desf.) və yumşaq (*T. aestivum* L.) buğda sortları ilə resiprok hibridləşmələrə cəlb edilən 171ACS xətti (AABBDD, $2n=6x=42$) digər tetra- (AABB, $2n=4x=28$) və heksaploid (AABBDD, $2n=6x=42$) buğda (*Triticum* L.) növləri ilə və eləcə də tərkibində D genomu daşıyan tetra- (AADD, $2n=4x=28$) və heksaploid (AADDSS, $2n=6x=42$) amfidiploidlərlə çarpazlaşdırılmış və alınan F_1 hibridlərdə meyzoz prosesi, F_2 və F_3 hibridlərdə isə yeni tipli şaxəlilik əlamətinin irsi əsasları tədqiq edilmişdir. Tədqiqatlar nəticəsində yeni tipli şaxəlilik əlamətinə görə parçalanmanın F_2 -də 3 normal : 1 şaxəli, F_3 -də isə 5 normal : 3 şaxəli nisbətində baş verdiyi, yəni yeni əlamətin tetraploid buğdalara bir genlə ötürüldüyü və 171ACS xəttinin, təkcə bərk buğdalarda deyil, bütün tetraploid buğdalarda yeni tipli şaxəliliyin mənbəyi olduğu müəyyən edilmişdir. Lakin 171ACS xətti ilə heksaploid buğda növləri və eləcə də D genomlu tetra- və heksaploid amfidiploidlər arasındakı hibridlərin heç birində, onunla yumşaq buğda sortları arasındakı hibrid populyasiyalarda olduğu kimi, yeni tipli şaxəlisümbüllü bitkilər qeydə alınmamış və bununla da D genomu xromosomlarının şaxəliliyin ekspressiyasına inhibitor təsiri bir daha eksperimental olaraq sübuta yetirilmişdir. Yalnız, valideynlərinin hər ikisinin genom tərkiblərinin AABBDD olmasına rəğmən, 171ACS × *T. vavilovii* Jakubz. və 171ACS × *T. petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. kombinasiyalarına məxsus hibrid populyasiyalarda şaxəlisümbüllü formaların meydana çıxması müşahidə edilmişdir ki, birinci halda bunu *T. vavilovii* növünün özünün şaxəlisümbüllü olması ilə, ikincidə isə həmin hibrid formalarda D genomu xromosomlarının şaxəliliyin ekspressiyasına ingibirləşdirici təsirini aradan qaldıran hansısa genetik mexanizmin işə düşməsi, yaxud D genomunun tam və ya qismən eliminasiyası ilə izah etmək olar.

Açar sözlər: 171ACS xətti, buğda növləri, hibrid populyasiya, şaxəlisümbüllülük, parçalanma nisbəti, resessiv gen, meyzoz

GİRİŞ

Buğda (*Triticum* L.) cinsi daxilində şaxəlisümbüllü növ, yarımnöv və növmüxtəlifliklərinə kifayət qədər tez-tez rast gəlinir. Qeyd edək ki, təbii şəraitdə şaxəlilik əlaməti 28 buğda növündən ikisinə tamamilə [*T. jakubzinerii* Udacz. et Schachm. və *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz.], dördünə isə qismən [*T. dicoccum* (Schrack) Schuebl., *T. palaeocolchicum* Men., *T. turgidum* L. və *T. durum* Desf.] xasdır.

Turgid buğdasının (*T. turgidum* L.) şaxəlisümbüllü formaları hələ 2000 il bundan öncə Böyük Plineyə məlum idi. O qədər də səhih olmayan məlumatlara görə, Misir sarkofaqlarından şaxəlisümbüllü *T. turgidum*-un dənləri tapılmışdır (Percival, 1921). Hazırda, *T. turgidum*-un şaxəlisümbüllü növmüxtəliflikləri qrupuna [convar. *compositum* (L.) A. Filat.] 26 növmüxtəlifliyi daxildir.

1970-ci ildə R.A. Udaçin və İ.Ş. Şahmedov tərəfindən VİR-in (Ümum-Rusiya Bitkiçilik

İnstitutu) Daşkənd yaxınlığındakı təcrübə stansiyasında N.İ. Vavilovun hələ 1924-cü ildə Əfqanıstandan toplayıb gətirdiyi yarımpayızlıq *T. turgidum* var. *turgidum* (k-11597) nümunəsi arasından tapılmış vaviloid tipli şaxəlisümbüllü forma, ilk öncə, yarımnöv – *T. turgidum* subsp. *jakubzineri* Udasz. et Schachm. (Удачин и Шахмедов, 1972), daha sonra isə *T. jakubzineri* Udacz. et Schachm. (Удачин и Шахмедов, 1977) adı altında müstəqil növ kimi təsvir edilmişdir. *T. jakubzineri* növü Turgid buğdasının Şərq ekotipi ilə eyni əlamət və xüsusiyyətlərə malik olmaqla yanaşı, ondan sümbülünün şaxələnmə tipinə (vaviloid) və hər sümbülcükdə 4 sümbülcük pulcuğunun mövcudluğuna görə fərqlənir. Xatırladaq ki, şaxəlisümbüllü Turgid buğdasının özündə şaxələnmə turgidoid tiplidir. Bu iki şaxələnmə tipinin bir-birindən fərqi ondadır ki, turgidoid tiplidə əlavə sümbülcüklər birbaşa sümbül oxu üzərində, vaviloid tiplidə isə sümbülcük oxunun uzanması hesabına əmələ gəlir.

Bütün pərinc [*T. dicoccum* (Schrack) Schuebl.]

qrupları içərisində şaxəlisünbüllü var. *melanurum* (k-20747) morfoloji əlamətlərinə görə digərlərindən fərqlənir. Bu növmüxtəlifliyinin dənləri sünbülün şaxələnməyən hissəsində öz forma və anatomik quruluşuna görə *T. dicoccum*, şaxələnməyən hissəsində isə *T. turgidum*-un şaxəli formaları üçün səciyyəvidir.

Bəzi tədqiqatçıların (Супаташвили, 1929; Декапрелевич, 1954) müşahidələrinə görə, Kolxid pərincində (*T. palaecolchicum* Men.) şaxəlisünbüllü formaların yaranmasına meyllilik mövcuddur və biz özümüz də dəfələrlə bunun şahidi olmuşuq.

Bərk buğdanın (*T. durum* Desf.) da şaxəlisünbüllü formaları mövcuddur. Belə ki, onun şaxəlisünbüllü bərk buğda yarımqrupuna (subconvar. *duroramosum* Dorof.) 6 növmüxtəlifliyi (var. *dolgushinii* Jakubz., var. *ramosafricansum* Dorof., var. *ramosapulicum* Jakubz., var. *ramosohordeiforme* Jakubz., var. *ramosoleucomelan* Jakubz., *ramosobscurum* Jakubz.) daxildir.

Vavilov buğdasının [*T. vavilovii* (Thum.) Jakubz.] təbii mutasiya yolu ilə yumşaq buğdanın sertsünbüllü speltoid formalarından əmələ gəlidiyi fərz edilir (Флякбергер, 1935). Bu növ üçün başlanğıc forma hesab edilən Dir sortunun (çox ehtimal ki, əsl adı Dürr olmuşdur), əsasən, Türkiyədəki Van gölünün şimal-şərqində dəniz səviyyəsindən 1780 m yüksəklikdə becərilməsinə baxmayaraq, bu populyasiyadan seçilmiş şaxəli buğda sonralar nədənsə M.Q. Tumanyan tərəfindən quru-kontinental iqlimə malik dağlıq Ermənistanın endemlərindən biri kimi qələmə verilmişdir. Bir qədər sonra bərk ilə yumşaq buğda arasındakı spontan hibridləşmədən alınan və habelə mutasiyaya uğrayan formalar da Vavilov buğdasının növmüxtəlifliklərinə aid edilmiş və həmin növmüxtəliflikləri 2 qrupa ayrılmışdır: 1 – convar. *vavilovii* Gandil. və 2 – convar. *speltoramosum* Gandil. Sonuncu üçün sünbülün haçalanması, yəni əsas sünbülün yanında əlavə sünbülün, eləcə də eyni sünbül oxu buğumunda ikiqat sünbülcüklərin əmələ gəlməsi səciyyəvidir.

Tritikoloqların bir qismi (Koric, 1969; Salunke et Asana, 1971; Rawson et Ruwali, 1972; Li et Zhao, 2000; Sun et al., 2009; Haque et al., 2012) şaxəli formalarda sünbülcük, çiçək və dənlərin miqdarının, adi sünbüllə müqayisədə, çoxluğunu nəzərə alıb, şaxəlisünbüllü formaların yaradılmasını buğda məhsuldarlığını artırmağın mümkün yollarından biri kimi nəzərdən keçirmişlər. Odur ki, şaxəliliyin yeni mənbələrinin aşkar edilməsi və onların genetik xarakterinin tədqiqi, həmişə olduğu kimi, bugün də gündəmdədir. Bizim tərəfimizdən sintez edilmiş və buğdalarda yeni tipli şaxəliliyin mənbəyi hesab olunan 171ACS xəttinin tetra- və heksaploid buğda növ və amfidiploidləri ilə

hibridlərində yeni tipli şaxəliliyin genetik xarakterinin tədqiqi bu baxımdan böyük maraq kəsb edir.

MATERIAL VƏ METODLAR

Tədqiqatın materialı kimi yeni tipli şaxəlilik əlamətinin mənbəyi hesab olunan və mürəkkəb cinsarası hibridləşmənin $\{[(T. durum \text{ Desf.} \times Ae. tauschii \text{ Coss.}) \times S. cereale \text{ L. ssp. segetale Zhuk.}] \times cv. 'Chinese Spring' (T. aestivum \text{ L.})\}$ (genom formulu AABBDD, $2n=6x=42$) məhsulu olan 171ACS xətti (AABBDD, $2n=6x=42$) ilə buğdanın (*Triticum* L.) tetra- (AABB, $2n=4x=28$) və heksaploid (AABBDD, $2n=6x=42$) növləri və eləcə də tərkibində D genomu daşıyan tetra- (AADD, $2n=4x=28$) və heksaploid (AADDSS, $2n=6x=42$) amfidiploidləri arasındakı F_1 - F_3 hibrid populyasiyalarından istifadə edilmişdir. 171ACS xətti ilə hibridləşmələrə aşağıdakı tetra- və heksaploid buğda növləri və amfidiploidləri cəlb edilmişdir (Cədvəl 1).

Tədqiqatın gedişində hibridoloji (Горин и др., 1968) və sitogenetik (Паушева, 1988) analiz metodlarından istifadə olunmuşdur. İkinci və üçüncü nəsil hibridlərin genetik analizi zamanı təcrübi nəticələrin nəzəri gözlənilən nəticələrə uyğunluq dərəcəsi meyarından (χ^2) istifadə edilmiş, alınan nəticələr riyazi-statistik üsullarla işlənmişdir (Донехов, 1979). Meyozun analizi asetokarminlə rənglənmiş müvəqqəti preparatlarda, sitogenetik müşahidələr isə Leitz Orthoplan mikroskopunda həyata keçirilmişdir.

NƏTİCƏLƏR VƏ ONLARIN MÜZAKİRƏSİ

İlk növbədə yeni tipli şaxəliliyin mənbəyi hesab olunan 171ACS xətti ilə tetra- və heksaploid buğda növ və amfidiploidləri arasında hibridləşmə işləri aparılmış və alınan hibrid kombinasiyalarda dənbağlamanın müvəffəqiyyət dərəcəsi təyin olunmuşdur (Cədvəl 2).

2 sayılı cədvəldən göründüyü kimi, istər dənbağlamanın müvəffəqiyyət dərəcəsinə, istər hibrid dənlərin cücərmə qabiliyyətinə, istərsə də hibrid bitkilərin həyatiliyinə, yəni vegetasiya dövrünü başa vurmuş hibrid bitkilərin miqdarına görə, 171ACS xəttinin heksaploid buğdalarla olan hibrid kombinasiyaları, onun tetraploid buğdalarla olan kombinasiyalarına nisbətən, müəyyən qədər üstünlük təşkil etmişdir ki, bunu da şərtləndirən əsas amil, heç şübhəsiz ki, 171ACS xəttinin ploidlik dərəcəsinin heksaploid buğdalarinkı ilə eyni ($2n=6x=42$) olmasıdır.

Cədvəl 1. 171ACS xətti ilə hibridləşmələrə cəlb olunmuş tetra- və heksaploid buğda nümunələri

S.s.	Nümunələr	Toplandığı (yaradıldığı) yer	Kataloq nömrəsi
Tetraploid buğda növləri (AABB, 2n=4x=28)			
1.	<i>T. dicoccoides</i> (Koern. ex Aschers. et Graeb.) Schweinf.	Suriya	k-594275
2.	<i>T. dicoccum</i> (Schränk.) Schuebl.	İspaniya	k-21183
3.	<i>T. palaeocolchicum</i> Men.	Gürcüstan	k-28162
4.	<i>T. palaeocolchicum</i> Men.	Gürcüstan	k-28205
5.	<i>T. ispahanicum</i> Heslot var. <i>ispahanorufum</i>	İran	
6.	<i>T. turgidum</i> L. var. <i>nachitschevanicum</i>	Azərbaycan	
7.	<i>T. durum</i> Desf. cv. 'Turan'	Azərbaycan	
8.	<i>T. turanicum</i> Jakubz.	İraq	k-14360
9.	<i>T. turanicum</i> Jakubz.	Özbəkistan	k-3047
10.	<i>T. polonicum</i> L. var. <i>polonicum</i>	Dərbənd	
11.	<i>T. aethiopicum</i> Jakubz.	Dərbənd	k-31693
12.	<i>T. carthlicum</i> Nevski (= <i>T. persicum</i> Vav.)	Gürcüstan	k-27492
Tetraploid amfidiploid (AADD, 2n=4x=28)			
13.	(<i>T. boeoticum</i> Boiss. – <i>Ae. tauschii</i> Coss.)	Azərbaycan	
Heksaploid buğda növləri (AABBDD, 2n=6x=42)			
14.	<i>T. macha</i> Dekapr. et Menabde	Gürcüstan	k-28178
15.	<i>T. spelta</i> L.	Almaniya	k-45769
16.	<i>T. vavilovii</i> (Thum.) Jakubz.	Ermənistan	k-51761
17.	<i>T. compactum</i> Host	ABŞ	k-45167
18.	<i>T. aestivum</i> L. cv. Siete cerros	Meksika	
19.	<i>T. sphaerococcum</i> Perciv.	Pakistan	k-33765
20.	<i>T. petropavlovskiyi</i> Udacz. et Migusch.	Çin	k-51763
21.	<i>T. kiharae</i> Dorof. et Migusch.	Yaponiya	
Heksaploid amfidiploid (AADDSS, 2n=6x=42)			
22.	[(<i>T. boeoticum</i> Boiss. – <i>Ae. tauschii</i> Coss.) × <i>Ae. speltoides</i> Tausch]	Azərbaycan	

Cədvəl 2. 171ACS xətti ilə tetra- və heksaploid buğda növ və amfidiploidləri arasındakı hibrid kombinasiyalarda dənbağlamanın müvəffəqiyyət dərəcəsi

Hibrid kombinasiyalar	Axtalan- mış çiçək- lərin sayı	Hibrid dənələrin sayı	Dənbağ- lama (%-lə)	Cücər- tilərin sayı	Cücərmə qabiliyyəti (%-lə)	Hibrid bitkilərin sayı
Tetraploid buğda növləri və tetraploid amfidiploid ilə						
171ACS × <i>T. dicoccoides</i> (Suriya) k-594275	88	1	1,14	1	100,00	1
<i>T. dicoccum</i> (İspaniya) k-21183 × 171ACS	122	3	2,46	1	33,33	1
171ACS × <i>T. palaeocolchicum</i> (Gürc.) k-28162	58	3	5,17	3	100,00	3
<i>T. palaeocolchicum</i> (Gürc.) k-28205 × 171ACS	106	23	21,70	6	26,09	6
171ACS × <i>T. ispahanicum</i> var. <i>ispahanorufum</i>	68	2	2,94	1	50,00	1
171ACS × <i>T. turgidum</i> var. <i>nachitschevanicum</i>	58	31	53,45	22	70,97	16
<i>T. turgidum</i> var. <i>nachitschevanicum</i> × 171ACS	84	24	28,57	8	33,33	8
<i>T. durum</i> 'Turan' × 171ACS	94	31	32,98	12	38,71	9
171 ACS × <i>T. turanicum</i> (İraq) k-14360	64	7	10,94	4	57,14	4
<i>T. turanicum</i> (Özbəkistan) k-3047 × 171ACS	80	11	13,75	7	63,63	7
171ACS × <i>T. polonicum</i> var. <i>polonicum</i>	68	3	4,41	3	100,00	3
<i>T. aethiopicum</i> (Dərbənd) k-31693 × 171ACS	90	20	22,22	13	65,00	6
171ACS × <i>T. carthlicum</i> (Gürc.) k-27492	60	4	6,67	4	100,00	4
171ACS × AD (tetraploid amfidiploid)	56	1	1,79	1	100,00	1
AD (tetraploid amfidiploid) × 171ACS	70	6	8,57	6	100,00	5
Cəmi	1166	170	14,58	92	54,12	75
Heksaploid buğda növləri və heksaploid amfidiploid ilə						
171ACS × <i>T. macha</i> (Gürc.) k-28178	90	38	42,22	19	50,00	16
171ACS × <i>T. spelta</i> (Almaniya) k-45769	60	8	13,33	4	50,00	4
171ACS × <i>T. vavilovii</i> (Erm.) k-51761	70	32	45,71	28	87,50	18
<i>T. vavilovii</i> (Erm.) k-51761 × 171ACS	82	4	4,88	4	100,00	2
<i>T. compactum</i> (ABŞ) k-45167 × 171ACS	118	6	5,08	6	100,00	5
<i>T. aestivum</i> 'Siete cerros' (Meksika) × 171ACS	30	1	3,33	1	100,00	1
171ACS × <i>T. sphaerococcum</i> (Pakistan) k-33765	28	9	32,14	8	88,89	7
171ACS × <i>T. petropavlovskiyi</i> (Çin) k-51763	50	20	40,00	13	65,00	12
<i>T. petropavlovskiyi</i> (Çin) k-51763 × 171ACS	42	29	69,05	17	58,62	16
171ACS × <i>T. kiharae</i> (Yaponiya)	66	9	13,64	7	77,78	8
171ACS × ADS (heksaploid amfidiploid)	72	41	56,94	25	60,98	21
ADS (heksaploid amfidiploid) × 171ACS	58	24	41,38	20	83,33	18
Cəmi	766	221	28,85	152	68,78	128

Alınan F_1 hibridlərin əksəriyyəti morfoloji cəhətdən valideyn formalar arasında aralıq mövqe tutmuş, bəziləri isə daha çox valideynlərdən birinə doğru meyillənmişlər. Həmin F_1 hibridlərdə meyoza prosesi tədqiq edilmiş (Cədvəl 3) və bu prosesin 171ACS xətti ilə tetraploid buğda növləri arasındakı hibridlərdə müəyyən qədər meyoitik pozuntularla müşayiət olunduğu aşkar edilmişdir ki, bu da tetra- və heksaploid valideynlərin hibridləşməsindən alınan pentaploid ($2n=5x=35$) hibridlər üçün səciyyəvi haldır. Tri- və kvadrivalent kimi multivalent assosiasiyalara 171ACS xəttinin istər tetra-, istərsə də heksaploid buğdalarla olan hibridlərinin əksəriyyətində təsadüf edilsə də, penta- və heksavalentlərə yalnız həmin xətlə tetraploid buğdalar, daha dəqiq desək, 171ACS xətti ilə *T. dicoccoides* və *T. dicoccum* arasındakı hibridlərdə rast gəlinmişdir. 171ACS xətti ilə tetraploid buğda növləri arasındakı F_1 hibridlərdə qapalı və açıq bivalentlərin miqdarı hər bir ATH (ana tozcuq hüceyrəsi) üçün, müvafiq olaraq, 10,36-13,79 və 0,76-3,35, univalentlərin miqdarı 4,93-7,94, XƏT-in (xiazməmələgəlmə tezliyi) miqdarı 23,98-29,91 ədəd arasında variasiya etmişdir. Ən aşağı bivalent konyuqasiyası 171ACS xətti ilə tetraploid amfidiploid (*T. boeoticum* Boiss. – *Ae. tauschii* Coss.) arasındakı resiprok hibridlərdə qeydə alınmışdır. Belə ki, düzünə kombinasiyadan alınmış F_1 hibridlərdə qapalı və açıq bivalentlərin miqdarı hər bir ATH üçün, müvafiq olaraq, 2,38 və 3,10, tərsinə kombinasiyadan alınmışlarda – 1,60 və 5,28 ədəd təşkil etmişdir. Buna uyğun olaraq, XƏT çox aşağı olmuş, düzünə və tərsinə kombinasiyanın hibridlərində hər bir ATH üçün, müvafiq olaraq, 7,86 və 8,82 xiazmə təşkil etmişdir. Xizmlərin sayının bu cür azlığını isə, çox ehtimal ki, AADD genom formuluna malik tetraploid amfidiploidin sintetik mənşəli olması ilə izah etmək olar.

171ACS ilə *T. petropavlovskiyi* arasındakı resiprok və 171ACS ilə *T. kiharae* arasındakı F_1 hibridlər istisna olmaqla, 171ACS xətti ilə digər heksaploid buğda növləri və heksaploid amfidiploid [(*T. boeoticum* Boiss. – *Ae. tauschii* Coss.) \times *Ae. speltoides* Tausch] arasındakı F_1 hibridlərin hamısında normal bivalent konyuqasiyası nəzərə çarpmış, qapalı və açıq bivalentlərin, eləcə də univalentlərin miqdarı hər bir ATH üçün, müvafiq olaraq, 17,12-18,93, 1,48-2,96 və 0,55-1,89, XƏT-in miqdarı isə 37,74-39,66 arasında dəyişmişdir.

171ACS xətti ilə *T. petropavlovskiyi* kombinasiyasına məxsus resiprok F_1 hibridlərdə bivalent konyuqasiyasının dərəcəsi bir qədər aşağı düşmüş, qapalı və açıq bivalentlərin, eləcə də univalentlərin miqdarı 171ACS \times *T. petropavlovskiyi* kombinasiyasının F_1 hibridləri üçün, müvafiq olaraq, 15,86, 4,20 və 1,89, *T. petropavlovskiyi* \times 171ACS kombinasiyasının F_1

hibridləri üçün isə, müvafiq olaraq, 14,94, 5,54 və 1,06 ədəd təşkil etmişdir. Buna uyğun olaraq, həmin hibridlərdə XƏT də bir qədər azalaraq, düzünə hibridlərdə 35,74, tərsinə hibridlərdə 34,88-ə enmişdir.

Xromosom konyuqasiyası ilə bağlı ən aşağı göstəricilər 171ACS \times *T. kiharae* kombinasiyasına məxsus F_1 hibridlərdə müşahidə edilmiş və hər bir ATH üçün qapalı və açıq bivalentlərin, eləcə də univalentlərin miqdarının, müvafiq olaraq, 8,14, 7,92, 8,81 və 25,02 ədəd təşkil etdiyi müəyyən olunmuşdur. Çox mümkün ki, bunun əsas səbəbi *T. kiharae* -nin sintetik növ olmasıdır, yəni onun *T. timopheevii* ilə *Ae. tauschii* arasındakı hibridi kolxisinləşdirməklə əldə edilməsindədir. Digər tərəfdən, onun nüvə və sitoplazmasının yumşaq buğdanınkından fərqli olduğunu da nəzərdən qaçırmamaq olar.

171ACS xətti ilə tetraploid buğda növləri arasındakı hibridlərin ikinci və üçüncü nəsillərində, həmin xətlə bərk buğda sortları arasındakı hibridlərdə olduğu kimi (Алиева, 2009), geniş formaəmələgəlmə prosesinin getdiyi, normalsünbüllü bitkilərlə yanaşı, yeni şaxəlilik əlamətinə malik tamamilə fərqli şaxəlisünbüllü buğda formalarının yarandığı qeydə alınmışdır (Şəkil 1: a-d; Şəkil 2: e, g, h; Şəkil 3: i, j). Yalnız 171ACS xətti ilə tərkibində, AABB genom formuluna malik tetraploid buğda növlərindən fərqli olaraq, B genomu əvəzinə D genomu daşıyan AADD genom formuluna malik tetraploid amfidiploid (*T. boeoticum* Boiss. – *Ae. tauschii* Coss.) arasındakı F_2 və F_3 hibrid populyasiyalarında, bir dənə də olsun, şaxəlisünbüllü bitkiyə təsadüf edilməmişdir (Şəkil 3: l). Qeyd edək ki, bir neçə il əvvəl biz 171ACS xəttinin yumşaq buğda sortları (AABBDD) ilə olan hibrid populyasiyalarında şaxəlisünbüllü bitkilərin meydana çıxmadığını gördükdə, ilk növbədə, bunun D genomu ilə əlaqədar olduğunu düşünmüşdük. Bu dəfə 171ACS xətti ilə hibridləşməyə tetraploid buğda növləri ilə yanaşı, tərkibində D genomu olan digər bir tetraploid buğda amfidiploidini də cəlb etməkdə məqsəd, məhz, D genomunun yeni tipli şaxəlilik əlamətinin ekspressiyasına təsirini aydınlaşdırmaq idi. Beləliklə, nəinki 171ACS xətti ilə D genomuna malik tetraploid amfidiploid (AADD), eləcə də heksaploid amfidiploid (AADDSS) və heksaploid buğda növləri (AABBDD) arasındakı F_2 və F_3 hibrid populyasiyalarda meydana çıxan bitkilərin hamısının normalsünbüllü olması ilə D genomunun şaxəliliyin ekspressiyasına supressor təsiri eksperimental olaraq bir daha sübuta yetirildi. Qeyd etmək lazımdır ki, yumşaq buğda sortundan seçilmiş stabil supersünbüllüclü LYB xəttində supersünbüllüclülük (SS) əlamətinə 2A, 2D və 4A xromosomunda yerləşən üç genin cavabdeh olduğu aşkara çıxarılmışdır. Məlum olmuşdur ki, LYB xəttinin 2A və 4A xromosomlarında lokallaşan iki resessiv gen SS

Cədvəl 3. 171ACS xətti ilə tetra- və heksaploid buğda növ və amfidiploidləri arasındakı F₁ hibrid kombinasiyalarda meyoza prosesinin tədqiqi

Kombinasiyalar	ATH sayı	qapalı bivalentlər	açıq bivalentlər	uni-valentlər	tri-valentlər	kvadri-valentlər	XƏT	2n
Tetraploid buğda növləri və tetraploid amfidiploid ilə								
171ACS × <i>T. dicoccoides</i> (Suriya) k-594275	131	10,78±0,77	2,03±0,44	7,48±0,79	0,37±0,12	0,14±0,21 pentav. 0,03±0,12	25,98±1,05	35
<i>T. dicoccum</i> (İspaniya) k-21183 × 171ACS	125	11,66±0,59	2,31±0,40	6,20±0,54	-	0,15±0,14 heksav. 0,04±0,12	26,38±0,54	35
171ACS × <i>T. palaeocolchicum</i> (Gürc.) k-28162	146	12,29±0,71	1,38±0,36	6,79±0,63	0,29±0,12	-	26,54±0,93	35
<i>T. palaeocolchicum</i> (Gürc.) k-28205 × 171ACS	106	13,26±0,51	1,41±0,25	5,18±0,64	0,16±0,15	-	28,26±0,71	35
171ACS × <i>T. ispahanicum</i> var. <i>ispahanorufum</i>	131	12,66±0,61	1,84±0,35	5,46±0,61	0,18±0,13	-	27,52±0,84	35
171ACS × <i>T. turgidum</i> var. <i>nachitschevanicum</i>	124	10,36±0,26	2,87±0,25	7,94±0,33	0,20±0,13	-	23,98±0,32	35
<i>T. turgidum</i> var. <i>nachitschevanicum</i> × 171ACS	129	10,53±0,35	3,35±0,31	7,25±0,49	-	-	24,40±0,52	35
<i>T. durum</i> ‘Turan’ × 171ACS	109	12,27±0,47	2,06±0,48	6,34±0,36	-	-	26,60±0,53	35
171 ACS × <i>T. turanicum</i> (İraq) k-14360	150	13,79±0,15	0,76±0,15	5,89±0,31	-	-	29,91±1,00	35
<i>T. turanicum</i> (Özbəkistan) k-3047 × 171ACS	151	12,98±0,16	2,05±0,33	4,93±0,43	-	-	28,01±0,32	35
171ACS × <i>T. polonicum</i> var. <i>polonicum</i>	109	12,92±0,48	1,50±0,34	5,34±0,53	0,19±0,16	0,06±0,13	27,97±0,55	35
<i>T. aethiopicum</i> (Dərbənd) k-31693 × 171ACS	134	11,72±0,29	2,25±0,22	6,36±0,35	-	0,18±0,01	26,29±0,43	35
171ACS × <i>T. carthlicum</i> (Gürc.) k-27492	106	12,41±0,41	1,27±0,29	7,16±0,67	0,16±0,15	-	26,41±0,58	35
171ACS × AD (tetraploid amfidiploid)	125	2,38±0,21	3,10±0,28	24,04±0,22	-	-	7,86±0,18	35
AD (tetraploid amfidiploid) × 171ACS	133	1,60±0,32	5,28±0,54	20,79±1,09	-	0,11±0,16	8,82±0,70	35
Heksaploid buğda növləri və heksaploid amfidiploid ilə								
171ACS × <i>T. macha</i> (Gürc.) k-28178	124	17,61±0,39	2,51±0,39	0,89±0,26	-	0,22±0,15	38,48±0,50	42
171ACS × <i>T. spelta</i> (Almaniya) k-45769	115	18,75±0,25	1,48±0,26	1,55±0,31	-	-	38,97±0,34	42
171ACS × <i>T. vavilovii</i> (Erm.) k-51761	176	18,33±0,22	2,25±0,18	0,84±0,29	-	-	38,91±0,33	42
<i>T. vavilovii</i> (Erm.) k-51761 × 171ACS	106	18,01±0,45	2,18±0,38	0,81±0,44	0,17±0,15	0,08±0,13	38,76±0,50	42
<i>T. compactum</i> (ABŞ) k-45167 × 171ACS	132	17,12±0,40	2,36±0,21	1,26±0,42	-	0,14±0,13	38,24±0,51	42
<i>T. aestivum</i> ‘Siete cerros’ (Meksika) × 171ACS	120	17,12±0,59	2,96±0,52	0,98±0,38	0,11±0,12	0,13±0,22	37,87±0,46	42
171ACS × <i>T. sphaerococcum</i> (Pakistan) k-33765	135	18,93±0,28	1,79±0,28	0,55±0,21	-	-	39,66±0,32	42
171ACS × <i>T. petropavlovskiyi</i> (Çin) k-51763	140	15,86±0,49	4,20±0,39	1,89±0,38	-	-	35,74±0,69	42
<i>T. petropavlovskiyi</i> (Çin) k-51763 × 171ACS	144	14,94±0,38	5,54±0,43	1,06±0,24	-	-	34,88±0,38	42
171ACS × <i>T. kiharae</i> (Yaponiya)	124	8,14±0,48	7,92±0,52	8,81±0,60	0,19±0,22	0,12±0,16	25,02±0,60	42
171ACS × ADS (heksaploid amfidiploid)	135	18,33±0,44	2,22±0,51	0,89±0,23	-	-	38,89±0,44	42
ADS (heksaploid amfidiploid) × 171ACS	121	18,21±0,34	2,23±0,35	1,12±0,24	-	-	38,64±0,40	42



Şəkil 1: **a** – 171ACS \times *T. dicoccoides*, **b** – 171ACS \times *T. polonicum*, **c** – *T. dicoccum* \times 171ACS, **d** – 171ACS \times *T. turgidum* kombinasiyalarına məxsus hibrid populyasiyalarda formaəmələgəlmə



Şəkil 2: **e** – 171ACS \times *T. ispahanicum*, **f** – 171ACS \times *T. vavilovii*, **g** – 171ACS \times *T. carthlicum*, **h** – *T. aethiopicum* \times 171ACS kombinasiyalarına məxsus hibrid populyasiyalarda formaəmələgəlmə



Şəkil 3: i – 171ACS × *T. turanicum*, j – 171ACS × *T. palaecolchicum*, k – 171ACS × *T. petropavlovskiyi*, l – 171ACS × AD (*T. boeoticum* × *Ae. tauschii*) kombinasiyalarına məxsus hibrid populyasiyalarda formaəmələgəlmə

əlamətinin meydana gəlməsinə şərtləndirdiyi halda, yumşaq buğdanın ‘Chinese Spring’ sortunun 2D xromosomunda yerləşən dominant ingibitor gen SS əlamətinin ekspressiyasının qarşısını alır (Peng et al., 1998).

Xatırladaq ki, Klindvot və həmkarları da (Klindworth et al., 1990) D-genomu xromosomlarının (xüsusilə, 2D-nin) şaxəliliyin ekspressiyasına mane olduğunu göstərmişlər. Bu baxımdan yalnız 171ACS xətti ilə *T. vavilovii* və *T. petropavlovskiyi* arasındakı hibrid populyasiyalar (müvafiq olaraq, Şəkil 2: f və Şəkil 3: k) istisna təşkil etmişdir. Belə ki, şəkillərdən də göründüyü kimi, həmin hibrid populyasiyalarda, hər iki növün D genomu daşmasına rəğmən, normalsünbüllü bitkilərlə yanaşı, şaxəlisünbüllü formalar da meydana çıxmışdır. İlk baxışdan elə görünə bilər ki, bu hadisə D genomunun şaxəliliyin ekspressiyasına supressor təsirini sanki təkzib edir. Lakin əslində belə deyil. Hər şeydən öncə, nəzərə almaq lazımdır ki, bu növlərdən birincisi – *T. vavilovii* özü də şaxəlisünbüllüdür. Üstəlik, 171ACS ilə *T. vavilovii* arasındakı resiprok hibrid populyasiyalarda ikinci nəsildə şaxəlisünbüllü formaların 3:1 nisbətində meydana çıxması vaviloid tipli şaxəliliklə yeni tipli şaxəliliyin bir allel genlə fərqləndiklərini

göstərmişdir. Qeyd edək ki, bir çoxlarının (Swaminathan et Rao, 1961; Mac Key, 1966; Моррис и Сирс, 1970) ehtimalına görə, *T. vavilovii* –də sünbülcük oxunun uzanmasına genetik nəzarət 5A xromosomunun uzun çiyini ilə həyata keçirilir. Digərləri (Singh et al., 1957) bu əlamətə bir yox, iki resessiv genin cavabdeh olduğunu və bu sistemin, *Q* geni iştirak etmədiyi təqdirdə, effektiv olduğunu müəyyənləşdirmişlər. O da məlum olmuşdur ki, bərk buğdada sünbülün asan döyülməsini şərtləndirən poligen sistem, sünbülcük oxunun uzanmasını idarə edən genlərin (və ya genin) təsirini zəiflətmir. Belə ki, *T. durum* ilə *T. aestivum* arasındakı hibrid kombinasiyadan asan döyülən konstant “vaviloid” əlmaq mümkün olmuş və o, bərk buğdanın yarımnövü (*T. durum* subsp. *unicum*) kimi təsvir edilmişdir (Лукьяненко и Костин, 1970).

T. petropavlovskiyi-yə gəlincə, qeyd edək ki, bu növün D genomuna malik və normalsünbüllü olmasına baxmayaraq, onunla 171ACS xətti arasındakı resiprok hibrid populyasiyaların ikinci və üçüncü nəsillərində formaəmələgəlmə prosesi nəticəsində şaxəlisünbüllü formaların meydana gəlməsini, bizim fikrimizcə, iki cür izah etmək olar: ya AABBDD genom formuluna malik həmin hibrid formalarda D genomu xromosomlarının şaxəliliyin ekspressiyasına ingibirləşdirici təsirini aradan qaldıran hansısa genetik mexanizm işə düşmüş, ya da D genomunun tam və ya qismən eliminasiyası baş vermişdir. Biz daha çox ikinci mülahizənin doğruluğuna əminik. Belə ki, bir qədər əvvəldə meyoza prosesinin gedişindən bəhs edərkən, 171ACS xətti ilə *T. petropavlovskiyi* arasındakı resiprok hibridlərin birinci nəsildə bivalent konyuqasiyası dərəcəsinin, daha dəqiq desək, qapalı bivalentlərin miqdarının, 171ACS xətti ilə digər heksaploid növlər arasındakı F_1 hibridlərlə müqayisədə, bir qədər aşağı düşdüyünü (müvafiq olaraq, 15,86 və 14,94) və buna görə də univalentlərin miqdarının bir qədər artdığını (müvafiq olaraq, 4,20 və 5,54) göstərmişdik (Cədvəl 3). Çox ehtimal ki, bu hibridlərin ikinci nəsildə formaəmələgəlmə prosesi zamanı D genomuna aid olan həmin univalentlərin bir qismi və ya hamısı eliminasiyaya uğrayaraq, şaxəlisünbüllü formaların meydana çıxması üçün əlverişli zəmin yaratmışdır. Ümidvarıq ki, həmin kombinasiyaya məxsus bu cür şaxəlisünbüllü formalar stabilləşdikdən sonra onlar üzərində xromosom dəstinin təyini ilə əlaqədar aparılacaq sitoloji və sitogenetik işlər bu məsələyə tam aydınlıq gətirəcəkdir.

171ACS xətti ilə tetra- və heksaploid buğdalar arasındakı ikinci və üçüncü nəsil hibrid populyasiyalarda yeni tipli şaxəlilik əlamətinə görə parçalanmanın xarakterinə (Cədvəl 4) gəlincə, tədqiqatlar sayəsində həmin xəttin yalnız bərk buğ-

Cədvəl 4. 171ACS xətti ilə tetra- və heksaploid buğda arasındakı ikinci və üçüncü nəsil hibrid populyasiyalarda yeni tipli şaxəlilik əlamətinə görə parçalanma

Hibrid kombinasiyalar	F ₂		Nisbət	χ ²	F ₃		Nisbət	χ ²
	N	Ş			N	Ş		
Tetraploid buğdanövləri və tetraploid amfidiploid ilə								
171ACS × <i>T. dicoccoides</i> (Suriya) k-594275	4	1	3:1	0,0438	39	15	5:3	2,1386
<i>T. dicoccum</i> (İspaniya) k-21183 × 171ACS	76	19	3:1	1,2915	20	9	5:3	0,5305
171ACS × <i>T. palaecolchicum</i> (Gürc.) k-28162	89	26	3:1	2,9944	42	23	5:3	0,1285
<i>T. palaecolchicum</i> (Gürc.) k-28205 × 171ACS	71	21	3:1	0,2318	73	54	5:3	1,3763
171ACS × <i>T. ispahanicum</i> var. <i>ispahanorufum</i>	67	32	3:1	2,7889	40	29	5:3	0,5939
171ACS × <i>T. turgidum</i> var. <i>nachitschevanicum</i>	148	51	3:1	0,0385	54	38	5:3	0,5680
<i>T. turgidum</i> var. <i>nachitschevanicum</i> × 171ACS	119	46	3:1	0,7453	85	63	5:3	1,6216
171ACS × <i>T. durum</i> ‘Turan’	47	20	3:1	0,8134	116	77	5:3	0,4676
171ACS × <i>T. turanicum</i> (İraq) k-14360	11	4	3:1	0,0140	13	11	5:3	0,7110
<i>T. turanicum</i> (Özbəkistan) k-3047 × 171ACS	97	43	3:1	2,4380	92	65	5:3	1,0110
171ACS × <i>T. polonicum</i> var. <i>polonicum</i>	51	25	3:1	2,5262	31	13	5:3	1,1878
<i>T. aethiopicum</i> (Dərbənd) k-31693 × 171ACS	79	35	3:1	1,9765	78	53	5:3	0,4954
171ACS × <i>T. carthlicum</i> (Gürc.) k-27492	71	30	3:1	1,2181	19	9	5:3	0,3427
171ACS × AD (tetraploid amfidiploid)	1	-	-	-	46	-	-	-
AD (tetraploid amfidiploid) × 171ACS	22	-	-	-	101	-	-	-
Heksaploid buğda növləri və heksaploid amfidiploid ilə								
171ACS × <i>T. macha</i> (Gürc.) k-28178	5	-	-	-	49	-	-	-
171ACS × <i>T. spelta</i> (Almaniya) k-45769	2	-	-	-	24	-	-	-
171ACS × <i>T. vavilovii</i> (Erm.) k-51761	71	26	3:1	0,1783	37	21	5:3	0,0469
<i>T. vavilovii</i> (Erm.) k-51761 × 171ACS	154	63	3:1	1,9043	17	16	5:3	1,6742
<i>T. compactum</i> (ABŞ) k-45167 × 171ACS	31	-	-	-	48	-	-	-
171ACS × <i>T. aestivum</i> ‘Siete cerros’ (Meksika)	20	-	-	-	39	-	-	-
171ACS × <i>T. sphaerococcum</i> (Pakistan) k-33765	39	-	-	-	100	-	-	-
171ACS × <i>T. petropavlovskiyi</i> (Çin) k-51763	34	1	15:1	0,6984	56	21	3:1	0,2247
<i>T. petropavlovskiyi</i> (Çin) k-51763 × 171ACS	35	2	15:1	0,0416	64	22	3:1	0,0154
171ACS × <i>T. kiharae</i> (Yaponiya)	4	-	-	-	30	-	-	-
171ACS × ADS (heksaploid amfidiploid)	16	-	-	-	11	-	-	-
ADS (heksaploid amfidiploid) × 171ACS	30	-	-	-	54	-	-	-
* P _{0.05} =3.84; df=1; **N – normalsünbüllü, Ş – saxəlisünbüllü								

* $P_{0,05}=3,84$; $df=1$; **N – normalsünbüllü, Ş – şaxəlisünbüllü

dalarda deyil, digər tetraploid buğda növlərində də yeni tipli şaxəlilik əlamətinin mənbəyi olduğu, yeni tipli şaxəlilik əlamətinə görə, həmin hibridlərin ikinci nəslində 3:1, üçüncü nəslində 5:3 nisbətində parçalanmanın baş verdiyi, yəni bu əlamətin digər tetraploid buğda növlərinə də bir resessiv genlə ötürüldüyü aşkar edilmişdir.

Yeri gəlmişkən, Heyq və həmkarları (Haque et al., 2012) da bərk buğdanın (*Triticum durum* Desf. var. *ramosoobscurem* Jakubz.) “Vetvistokoloskaya” sortundan seçilmiş R-107 adlı qısaboşlu və şaxəlisünbüllü formasında şaxəliliyin bir resessiv genlə idarə olunduğunu və mikropeyk xəritələmə metodu ilə həmin resessiv genin 2A xromosomunun qısa çiyində yerləşdiyini aşkar etmişlər.

Maraqlıdır ki, Dobrovolskaya və həmkarları (2009) tərəfindən buğdada sünbül çoxcərgəlliliyi (SÇC) və çovdarda sünbül monstroluğu (SM) əlamətlərini idarə edən genlərin də, müvafiq olaraq, 2D və 2R xromosomlarının qısa çiyinlərində lokallaşdığı müəyyən edilmiş və beləliklə də, onların *Triticeae*-də sünbül şaxəliliyini şərtləndirən orfoloji genlər ailəsinə daxil olduqlarına dair mülahizə irəli sürülmüşdür.

Oktoploid tritikale ilə yumşaq buğda sortu ‘Fei 5056’ arasındakı çarpazlaşmadan alınmış

çoxsünbülcüklü 51885 buğda xəttində isə çoxsünbülcüklülüyün əsasən komplementar təsirə malik iki dominant genlə idarə olunduğu haqda məlumat verilmiş və eyni zamanda, həmin əlamətin ekspressiyasına təsir göstərən bəzi modifikator genlərin varlığı da istisna edilməmişdir (Sun et al., 2009).

Yalnız 171ACS xətti ilə *T. petropavlovskiyi* arasındakı resiprok hibridlərdə yeni tipli şaxəlilik əlamətinin ikinci nəslə 15:1, üçüncü nəslə isə 3:1 nisbətində parçalanma verməsi bir qədər çətinlik doğursa da, bizim zənnimizcə, bunu ikinci nəslə əsasən hələ heksaploid, yəni tərkibində D genomu olan, üçüncü nəslə isə artıq tetraploid, yəni D genomu olmayan formaların üstünlük təşkil etməsi ilə izah etmək olar. Belə ki, 171ACS × *T. petropavlovskiyi* kombinasiyasına məxsus F₂ hibrid populyasiyasında 34 normalsünbüllü bitkiyə qarşı yalnız 1, *T. petropavlovskiyi* × 171ACS kombinasiyasına məxsus F₂ hibrid populyasiyasında isə 35 normalsünbüllü bitkiyə qarşı cəmi 2 şaxəlisünbüllü forma qeydə alınmışdır. Görünür, F₂ hibrid populyasiyasında bitkilərin əksəriyyətini D genomlu heksaploid formalar təşkil etdiyindən, parçalanma nisbəti D genomlu formaların xeyrinə 15:1 olmuşdur (yəni populyasiyanın 15/16 hissəsini

D genomlu normalsünbüllü heksaploid (AABBDD), 1/16 hissəsini D genomu olmayan şaxəlisünbüllü tetraploid (AABB) formalar təşkil etmişdir. Hibrid populyasiyanın üçüncü nəsində isə, çox ehtimal ki, bitkilərin əksəriyyətində D genomu eliminasiyaya uğradığından, populyasiyada D genomu olmayan tetraploid formalar üstünlük təşkil etmiş və buna görə də üçüncü nəsildə parçalanma, 171ACS xətti ilə tetraploid buğda növləri arasındakı hibridlərin ikinci nəsində olduğu kimi, 3:1 nisbətində baş vermişdir.

Beləliklə, aparılan tədqiqatlar nəticəsində 171ACS xətti ilə tetraploid buğda növləri arasındakı hibridlərdə yeni tipli şaxəlilik əlamətinin tetraploid buğdalara bir genlə ötürüldüyü və 171ACS xəttinin, təkcə bərk buğdalarda deyil, bütün tetraploid buğdalarda yeni tipli şaxəliliyin mənbəyi olduğu müəyyən edilmişdir. Lakin 171ACS xətti ilə heksaploid buğda növləri və eləcə də D genomlu tetra- və heksaploid amfidiploidlər arasındakı hibridlərin heç birində yeni tipli şaxəlisünbüllü bitkilər qeydə alınmamış və bununla da D genomu xromosomlarının şaxəliliyin ekspressiyasına inhibitor təsiri bir daha eksperimental olaraq sübuta yetirilmişdir. Yalnız valideynlərin hər ikisinin genom tərkibinin AABBDD olmasına rəğmən, 171ACS \times *T. vavilovii* və 171ACS \times *T. petropavlovskyi* kombinasiyalarına məxsus hibrid populyasiyalar bu baxımdan istisna təşkil etmişlər. Belə ki, həmin hibrid populyasiyalarda şaxəlisünbüllü formaların meydana çıxmasını birinci halda *T. vavilovii* növünün özünün şaxəlisünbüllü olması ilə, ikinci halda isə həmin hibrid formalarda D genomu xromosomlarının şaxəliliyin ekspressiyasına ingibirləşdirici təsirini aradan qaldıran hansısa genetik mexanizmin işə düşməsi, yaxud D genomunun tam və ya qismən eliminasiyası ilə izah etmək olar.

ƏDƏBİYYAT

- Aliyeva A.J.** (2009) Istochnik novogo tipa vetvistokolososti u tverdykh pshenits. Doklady RASKhN, **3**: 10-11 (in Russian).
- Gorin A.P., Dunin M.S., Konovalov Y.B. et al.** (1968) Praktikum po selektsii i semenovodstvu polevykh kul'tur. Moscow, Kolos: 439 s. (in Russian).
- Dekapreleovich L.L.** (1954) Vidy, raznovidnosti i sorta pshenits Gruzii. Trudy Instituta polevodstva AN Gruz. SSR: 8 (in Russian).
- Dospekhov B.A.** (1979) Metodika polevogo opyta. Moscow, Kolos: 416 s. (in Russian).
- Luk'yanenko P.P., Kostin V.V.** (1970) Novye formy tverdoy pshenitsy. Doklady VASKHNIL, № 6 (in Russian).
- Morris P., Sears E.R.** (1970) Tsitogenetika pshenitsy i rodstvennykh form. Pshenitsa i yeye

uluchsheniye. Moscow, Kolos: 33-110 (in Russian).

- Pauscheva Z.P.** (1988) Praktikum po tsitologii rasteniy. Moscow, Agroprompress: 304 s. (in Russian).
- Supatashvili V.** (1929) Polby Legkhumskogo uezda. Vestnik Instituta Eksperimental'noy Agronomii Gruzii, **1**: 25-27 (in Russian).
- Flyaksberger K.A.** (1935) Pshenitsa. Kul'turnaya flora SSSR. Moscow-Leningrad, Gosizdat kolkhoznoy i sovkhoznoy literatury: 436 s. (in Russian).
- Udachin R.A., Schakhmedov I.Sh.** (1972) Noviy vetvistokolosniy podvid pshentsy *T. turgidum* L. ssp. *jakubzineri* Udacz. et Schachm. Bull. VIR, **23**: 3-4 (in Russian).
- Udachin R.A., Schakhmedov I.Sh.** (1977) Noviy vid pshenitsy *T. jakubzineri*. Vestnik sel.-khoz. nauki, **2**: 41-43 (in Russian).
- Dobrovolskaya O., Martinek P., Voylovkov A.V., Korzun V., Röder M.S., Börner A.** (2009) Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*). Theoretical and Applied Genetics, **119**(5): 867-874; DOI 10.1007/s00122-009-1095-1.
- Haque M.A., Martinek P., Kobayashi S., Kita I., Ohwaku K., Watanabe N., Kuboyama T.** (2012) Microsatellite mapping of genes for semi-dwarfism and branched spike in *Triticum durum* Desf. var. *ramosoobscureum* Jakubz. "Vetvistokoloskaya". Genetic Resources and Crop Evolution, **59**(5): 831-837.
- Klindworth D.L., Williams N.D., Joppa L.R.** (1990) Chromosomal location of genes for supernumerary spikelet in tetraploid wheat. Genome, **33**: 515-520.
- Koric S.** (1969) Utilization of branched genic complex for increasing for productivity of *Triticum aestivum* ssp. *vulgare*. Savrem. Poljopr., **17**: 151-158.
- Li W.P., Zhao W.M.** (2000) A breeding method for increasing spikelet and studies on creation of new germplasm resource in wheat. Acta Agron. Sin, **26**: 222-230.
- Mac Key J.** (1966) Species relationship in *Triticum*. In: Proceedings of the 2nd International Wheat Genetics Symposium, 1963 (MacKey, J., ed), Hereditas Suppl., **2**: 237-275.
- Peng Z.-S., Liu D.-C., Yen C., Yang J.-L.** (1998) Genetic control of supernumerary spikelet in common wheat line LYB. Wheat Information Service, **86**: 6-12.
- Percival J.** (1921) The wheat plant: a monograph. Duckworth, London.
- Rawson H.M., Ruwali K.N.** (1972) Ear branching as a means of increasing grain uniformity in

wheat. Aust. J. Agric. Res., **23**: 551-559.

Salunke N.R., Asana R.D. (1971) Comparative study of the development of grain in normal- and branched-ear types of wheat (*Triticum aestivum* L.). Indian J. Agric. Sci. **41**: 1050-1053.

Singh H.B., Anderson E., Pal B.P. (1957) Studies in the genetics of *Triticum vavilovii* Jackub.

Agron. J., **49**: 4-11.

Sun D.F., Fang J., Sun G. (2009) Inheritance of genes controlling supernumerary spikelet in wheat line 51885. Euphytica, **167**: 173-179.

Swaminathan M.S., Rao M.V.P. (1961) Macro-mutations and subspecific differentiation in *Triticum*. Wheat Information Service, **13**: 9-11.

А.Дж. Алиева, Н.Х. Аминов

Изучение Мейоза и Генетического Характера Наследования Нового Типа Ветвистости у Гибридных Популяций, Полученных между Линией 171ACS и Тетра-, Гексаплоидными Видами и Амфидиплоидами Пшеницы

Линия 171ACS (AABBDD, $2n=6x=42$), полученная от скрещивания *Aegilotriticale* или трехродового неполного амфидиплоида [(*Triticum durum* Desf. \times *Aegilops tauschii* Coss) \times *Secale cereale* L. ssp. *segetale* Zhuk.] (геномная формула AABBDD/R, $2n=6x=42$) с сортом мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) 'Chinese Spring' (AABBDD, $2n=6x=42$) и привлеченная до сих пор в гибридизацию только с твердыми (*Triticum durum* Desf.) и мягкими (*T. aestivum* L.) сортами пшеницы, была скрещена с другими тетра- (AABB, $2n=4x=28$) и гексаплоидными (AABBDD, $2n=6x=42$) видами пшеницы, а также тетра- (AADD, $2n=4x=28$) и гексаплоидными (AADDSS, $2n=6x=42$) амфидиплоидами, несущими D-геном. У полученных гибридов F_1 - F_3 были изучены процесс мейоза и наследуемость нового типа ветвистоколосьности. В результате исследований обнаружено, что во втором и третьем поколениях расщерление произошло в соотношениях 3 нормальный : 1 ветвистый и 5 нормальный : 3 ветвистый, соответственно. Это показывает, что этот признак наследуется тетраплоидным видам пшеницы одним рецессивным геном и линия 171ACS является источником нового типа ветвистости не только у твердых, а также и других видов тетраплоидных пшениц. Но у гибридных популяций, полученных между линией 171ACS и гексаплоидными видами пшеницы, а также тетра- и гексаплоидными амфидиплоидами, имеющими в геномном составе D-геном не выявлено ни одной ветвистоколосьной формы, что и было раньше отмечено в гибридных популяциях 171ACS с сортами мягкой пшеницы, а это ещё раз экспериментально свидетельствовало об ингибиторном воздействии хромосом D-генома на экспрессию ветвистоколосьности. Только в гибридных популяциях 171ACS \times *T. vavilovii* Jakubcz. и 171ACS \times *T. petropavlovskiy* Udacz. et Migusch., несмотря на то, что оба родители имели в геномном составе D-геном (AABBDD), наблюдались образования ветвистоколосьных форм. Конечно, в первом случае это явление объясняется ветвистоколосьностью самой *T. vavilovii*, а во втором случае, можно предположить, что либо у гибридов активизировался какой-то механизм, предотвращающий ингибиторное воздействие хромосом D-генома на экспрессию ветвистоколосьности, либо хромосомы D-генома элиминировались полностью или частично.

A.J. Aliyeva, N.Kh. Aminov

Studying Meiosis and Genetic Character of Inheritance of the Novel Type Branching in Hybrid Populations, Derived from the Crosses between a Line 171ACS and Tetra- and Hexaploid Wheat Species and Amphidiploids

A line 171ACS (AABBDD, $2n=6x=42$), that derived from the cross between an *Aegilotriticale* or trigeneric incomplete amphidiploid [(*Triticum durum* Desf. \times *Aegilops tauschii* Coss) \times *Secale cereale* L. ssp. *segetale* Zhuk.] (genomic formula AABBDD/R, $2n=6x=42$) and a bread wheat cultivar *T. aestivum* L. 'Chinese Spring' (AABBDD, $2n=6x=42$) and involved to hybridizations only with the durum (*Triticum durum* Desf.) and bread (*T. aestivum* L.) wheat cultivars up to date, have been crossed with the other tetra- (AABB, $2n=4x=28$) and hexaploid (AABBDD, $2n=6x=42$) wheat species, also tetra- (AADD, $2n=4x=28$) and hexaploid (AADDSS, $2n=6x=42$) wheat amphidiploids having D-genome. The meiosis and inheritance of the novel type spike branching in obtained these hybrid populations F_1 - F_3 were studied. It have been found that the

segregation ratios in F_2 and F_3 took places as 3 normal : 1 branched and 5 normal : 3 branched, respectively, i.e. a novel type of branching is inherited by a single gene to the tetraploid wheats and a line 171ACS is a source of the novel type branching not only in durum wheats, also other tetraploid wheat species. But not a single branched spike observed in hybrid populations that produced by crosses of the line 171ACS with hexaploid wheat species, also tetra- and hexaploid amphidiploids having D-genome, as well as it observed before in hybrid populations derived from the crosses among a line 171ACS and bread wheat cultivars. These results once more experimentally confirmed an inhibitor effect of D-genome chromosomes on the expression of spike branching. In spite of the both parental forms had D-genome, the branched spike forms have been generated in hybrid populations 171ACS \times *T. vavilovii* Jakubz. and 171ACS \times *T. petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. This phenomenon in the former explains by branchiness of *T. vavilovii* itself, but in the latter might be two different explanations: either in these hybrids has been activated some mechanism which prevented an inhibitor effect of D-genome chromosomes on expression branching spike, or D-genome chromosomes were eliminated in part or in full.